

Les écosystèmes

Henri Décamps

Introduction

Les conditions climatiques ne cessent de se dégrader depuis plusieurs décennies, et les températures moyennes d'augmenter sur l'ensemble de la planète, aggravant la fonte des glaciers, les canicules, les incendies, les ouragans, les inondations… Une même aggravation frappe l'érosion de la biodiversité tant dans son rythme que dans son ampleur, affectant le tissu vivant de la planète et la qualité de la vie humaine.

Face à ces évolutions, les scientifiques multiplient les alertes envers les décideurs et le public : aux rapports du GIEC, le Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat, s'ajoutent désormais ceux de l'IPBES, la Plateforme intergouvernementale sur la biodiversité et les services écosystémiques. L'Académie des sciences s'est elle-même prononcée dans le cadre d'un rapport sur « les mécanismes d'adaptation de la biodiversité aux changements climatiques et leurs limites »[1].

L'urgence est donc au climat et à la biodiversité. On pourrait penser que les écosystèmes sont relégués au second plan des préoccupations des scientifiques. Il n'est est rien : la science des écosystèmes prend au contraire une nouvelle dimension et s'impose plus que jamais comme le fer de lance des recherches pour imaginer notre avenir dans un monde de plus en plus imprévisible. En fait, la science des écosystèmes se nourrit des études suscitées par le dérèglement climatique et l'érosion de la biodiversité ; en retour, elle offre à ces études un cadre indispensable à la compréhension de ces deux phénomènes clés de l'histoire de notre XXIème siècle.

Cependant, si l'idée d'interdépendance entre les écosystèmes et le bien-être humain est de mieux en mieux comprise, de même que celle de l'importance des services écosystémiques et du capital naturel, et si ces idées sont de plus en plus souvent évoquées dans les discours des gouvernants et des décideurs, leur mise en œuvre tarde toujours à s'imposer[2].

Sans doute reste-t-il encore à convaincre de l'importance fonctionnelle de la biodiversité, de son rôle dans l'aptitude des écosystèmes à fournir les divers services dont nous dépendons[3], de l'importance des efforts à consentir pour la protéger dans tous les écosystèmes : terrestres[4] et marins[5].

Comme dans la célèbre métaphore d'Alice et de la Reine Rouge, nous aurons à toujours courir pour comprendre les mécanismes par lesquels des changements environnementaux en

---

[1] http://www.academie-sciences.fr/fr/Rapports-ouvrages-avis-et-recommandations-de-l-Academie/mecanismes-adaptation-biodiversite-aux-changements-climatiques.html

[2] Guerrya, A.D. *et al*. 2015. Natural capital and ecosystem services informing decisions: From promise to practice. *PNAS* 112, 24: 7348–7355.

[3] Soliveres S. *et al*. 2016. Biodiversity at multiple trophic levels is needed for ecosystem multifunctionality. *Nature* 536: 456 – 459

[4] Nepstad D. C. *et al.* 2014. Slowing amazon deforestation through public policy and interventions in beef and soy supply chains. *Science* 344, 1118–1123.

[5] Gill D.A. *et al*. 2017. Capacity shortfalls hinder the performance of marine protected areas globally. *Nature* 543: 661-669.

VISIT…

LANZAROTE

Caliente.com

perpétuelle évolution affectent la structure et le fonctionnement des écosystèmes, provoquant des phénomènes de basculement inattendus, aux causes et aux conséquences surprenantes[6], d'autant plus qu'en quelques générations, les populations de certaines espèces peuvent s'adapter à leur environnement, tout en le modifiant en retour[7]. D'où les difficultés rencontrées pour prévoir par exemple le basculement d'un écosystème forestier de l'état de puits à celui de source de carbone vers l'atmosphère[8], ou pour maitriser les interactions qu'entretiennent les dynamiques écologiques et évolutives au sein de socio-écosystèmes de plus en plus urbanisés[9].

Foire aux questions

Qu'est-ce qu'un écosystème ?

Un écosystème est un assemblage d'animaux, de végétaux et de micro-organismes en interaction les uns avec les autres, ainsi qu'avec leur milieu. Ces interactions se développent dans le cadre de systèmes plus ou moins naturels : forestiers, lacustres, agricoles, urbains… L'Homme participe à ces interactions dont dépendent sa santé et son bien-être.

Quels services attendre des écosystèmes ?

Les écosystèmes procurent des services indispensables au développement des sociétés humaines (voir figure 6). Ils assurent l'assainissement de l'air que nous respirons et de l'eau que nous buvons ; ils contrôlent les proliférations d'organismes pathogènes, renouvellent la fertilité des sols. Un tiers de la nourriture des humains vient de plantes dont la pollinisation est assurée par des espèces animales sauvages.

Ces services sont-ils menacés ?

Oui, quand ils sont utilisés pour satisfaire des besoins immédiats, sans égard pour les besoins futurs. Or, un développement durable des sociétés humaines passe par une prise de conscience des conséquences à long terme :

- des rejets de gaz carbonique dans l'atmosphère ;
- de la pollution des terres, des eaux et de l'air ;
- de l'introduction d'espèces étrangères ;
- de la surexploitation des ressources marines ;
- de la destruction de certaines zones humides ;
- de l'érosion des sols ;
- de la déforestation ;
- de l'expansion urbaine.

Qu'attendre de l'écologie scientifique ?

L'écologie scientifique permet de comprendre la dynamique des interactions au sein des écosystèmes. Cette dynamique est essentielle aux équilibres sur lesquels s'appuient les services rendus par les écosystèmes. Quel rôle joue la biodiversité dans cette dynamique ? Comment les changements environnementaux – y compris climatiques – modifient cette dynamique à court et à long terme ? Quels compromis acceptables proposer pour une utilisation durable des services écologiques ?

---

[6] Dakos V. *et al.* 2019. Ecosystem tipping points in an evolving world. *Nature Ecology & Evolution* 3: 355–362.

[7] Rudman S.M. *et al*. What genomic data can reveal about eco-evolutionary dynamics. *Nature Ecology & Evolution* 2: 9-15.

[8] Walker X.J. *et al*. 2019. Increasing wildfires threaten historic carbon sink of boreal forest soils. *Nature* 572 : 520 – 531

[9] Johnson M.T.J. & Munshi-South J. 2017. Evolution of life in urban environments. *Science* 358, 607.

Plan

1. Interactions

Encadré 1 : Écosystèmes urbains
Encadré 2 : Écologie du paysage

2. Le fonctionnement des écosystèmes : production et décomposition

2.1. Production
2.2. Décomposition
2.3. Perspective

Encadré 3 : Biomasse, production, productivité

Encadré 4 : Comparaison entre écosystèmes

3. Le fonctionnement des écosystèmes : les cycles à l'échelle des bassins versants

3.1. Le cycle de l'eau
3.2. Les cycles biogéochimiques
3.3. Perspective

Encadré 5 : Temps de résidence et taux de renouvellement

4. Le fonctionnement des écosystèmes : évolution et biodiversité

4.1. Variations dans l'espace
4.2. Variations dans le temps
4.3. Perspective

Encadré 6 : Résilience des écosystèmes

5. Écosystèmes et questions de société

5.1. Utiliser les services rendus par les écosystèmes
5.2. Restaurer les écosystèmes dégradés
5.3. Gérer durablement les écosystèmes

Encadré 7 : Écosystèmes et changement climatique

6. La « tragédie des biens communs » n'est pas une fatalité

Les écosystèmes

1. Interactions

Une forêt comprend des arbres, des mousses, algues, fougères et autres plantes de sous-bois, des sangliers, des oiseaux, des insectes, chacun avec ses propriétés de taille, de longévité, de croissance… Ces propriétés caractérisent les êtres de la forêt mais non le « système forêt » dans son ensemble, car ce dernier est davantage que la simple somme des organismes qui le composent. Toutes sortes d'interactions créent un système nouveau – un *écosystème* dans lequel des organismes vivants interagissent entre eux et avec leur environnement physicochimique.

De telles interactions caractérisent tous les types d'écosystèmes terrestres et marins : forêts, lacs, prairies, agrosystèmes, coraux. Dans tous, l'énergie du soleil est capturée pour produire une matière végétale qui pourra être consommée par des animaux et des micro-organismes. Ce flux d'énergie alimente un recyclage de la matière entre les compartiments vivants et non vivants de l'écosystème – un recyclage dans lequel les nutriments, par exemple le phosphore et l'azote, passent alternativement des organismes au sol, à l'eau ou à l'atmosphère. L'étude de ces flux et de ces cycles relève à la fois de la physique, de la chimie et de la biologie. Cette étude relève aussi des sciences de l'homme et de la société, particulièrement quand elle s'applique à des systèmes aussi peu « naturels » que les écosystèmes urbains (*Encadré 1*).

Comment délimiter un écosystème ? A priori très simplement : les lisières pour une forêt, les rives pour un lac. Mais ces limites ne sont pas fixées une fois pour toutes. Selon les questions abordées, il peut s'avérer nécessaire de les élargir, de passer par exemple des rives d'un lac aux crêtes de son bassin versant (l'aire d'où lui proviennent les eaux des précipitations par ruissellement superficiel et souterrain). Il peut aussi s'avérer nécessaire d'envisager un ensemble d'écosystèmes en interaction et de passer de l'écologie des écosystèmes à l'écologie des paysages (*Encadré 2*).

Quelle échelle adopter pour étudier un écosystème ? Ici encore, la question abordée détermine la réponse. Un écosystème lacustre peut être subdivisé en eaux libres et sédiments. Tous deux comprennent des organismes vivants qui interagissent entre eux et avec leur environnement physicochimique. Et le sous-système eau libre peut à son tour être subdivisé en eau du littoral, eau profonde, eau de surface. Inversement, le système lac fait lui-même partie du système formé par son bassin versant et dans lequel il interagit avec des rivières, des champs, des forêts, des agglomérations urbaines… Cette organisation « hiérarchique » en systèmes emboîtés, à la manière de poupées russes, caractérise les rapports entre la biosphère, les régions, les paysages, les écosystèmes et leurs subdivisions.

Une idée s'impose donc : celle d'interactions, de connexions. Les ensembles et les processus écologiques ne sont jamais isolés. Ils sont au contraire liés, emboîtés. En tant qu'humains, nous n'échappons pas à ces interactions dont il importe de tenir compte dans toute démarche visant à un développement durable.

Encadré 1 – Écosystèmes urbains

Notre monde est de plus en plus urbanisé. Environ 3 milliards de personnes, soit la moitié de la population mondiale, vit actuellement en zone urbaine – ce nombre devrait s'accroître de près de deux milliards dans les 25 prochaines années. Cette urbanisation galopante affectera essentiellement les pays en développement, notamment asiatiques, en bordure du Pacifique, non sans problèmes environnementaux.

Ces problèmes se posent différemment selon les villes des pays développés et des pays en développement, tant en ce qui concerne l'hygiène publique que l'approvisionnement en eau, en énergie, le traitement des déchets, la pollution de l'air. Cependant, quel que soit le niveau de développement des pays considérés, l'urbanisation accentue les défis environnementaux. Selon un rapport de l'Université des Nations Unies à Tokyo (1), ces défis relèvent de trois approches complémentaires : la ville et ses écosystèmes, la ville comme écosystème, la ville au sein d'écosystèmes régionaux et globaux.

La ville et ses écosystèmes. On attend des villes qu'elles créent des conditions de bonne santé pour les citadins, par exemple en organisant l'accès à l'eau pour tous. Mais cette attente concerne aussi les systèmes écologiques – la nature en ville. Répondre à cette attente, c'est se préoccuper des parcs, de la vie sauvage dans ces parcs, de l'agriculture urbaine. C'est se soucier des interactions entre les êtres vivants et leur environnement, même altéré. Et c'est examiner les problèmes pratiques liés aux impacts anthropiques sur les systèmes écologiques en général.

Les villes comme écosystèmes. Assimiler les villes à des écosystèmes revient à les considérer globalement comme des organismes consommant des ressources d'une part, et produisant des déchets d'autre part. Ce métabolisme des villes, avec des imports et des exports, est la base même de toute politique urbaine soucieuse d'harmoniser les différents flux qui traversent une ville : flux de matière et d'énergie, d'eau, de substances nutritives. Soucieuse aussi, dans toute leur complexité, des interactions entre l'écologie, l'économie et la sociologie, à la base des dynamiques urbaines.

Les villes au sein d'écosystèmes régionaux et globaux. Les villes sont de plus en plus liées entre elles par des échanges de biens et de services, de personnes, de connaissances. En même temps, les villes interagissent avec les écosystèmes qui les environnent. En 1997, une étude a montré que les 744 villes européennes les plus grandes d'Europe du Nord s'appropriaient le quart des prises annuelles mondiales de pêche en mer. Les villes sont ainsi une des clés du développement durable à l'échelle de la planète.

Le fonctionnement d'un écosystème urbain peut aussi être résumé par son empreinte écologique – évaluation de la surface productive nécessaire à une population pour répondre à sa consommation de ressources et à ses besoins d'absorption de déchets. L'empreinte écologique peut être directement comparée à la biocapacité, c'est-à-dire à la surface biologique productive effectivement disponible. Selon une étude du WWF (2), l'empreinte écologique de la France (Fig. 1) atteignait en moyenne 5,26 hectares par personne en 2002, celle de la ville de Besançon, 5,2 hectares par personne (1% de moins que la moyenne nationale), et celle de la ville de Paris, 6 hectares par personne, soit 16% de plus que la moyenne nationale. Les schémas de la figure 1 présentent pour l'année 1999, d'une part, les déficits écologiques résultant de la comparaison des empreintes et des biocapacités pour la France, Paris et Besançon, et d'autre part, les empreintes écologiques par secteur de consommation.

Les défis environnementaux liés aux villes deviennent de plus en plus complexes. Leur analyse suppose des approches interdisciplinaires, menées en concertation avec les décideurs des politiques publiques, prenant en compte différentes échelles géographiques, intégrant les facteurs socio-économiques, culturels et biophysiques. Divers progrès méthodologiques permettent actuellement de

relever ces défis : modélisation et simulation de scénarios, analyse spatiale par systèmes d'information géographique, disponibilité des données environnementales.

(1) UNU/IAS report. 2003. Urban ecosystem analysis: identifying tools and methods.
www.ias.unu.edu/binaries/UNUIAS_**UrbanReport**2.pdf

(2) WWF. 2002. L'empreinte écologique en France.
www.wwf.fr/content/download/129/596/version/1/file/Empreinte**France**4p.pdf

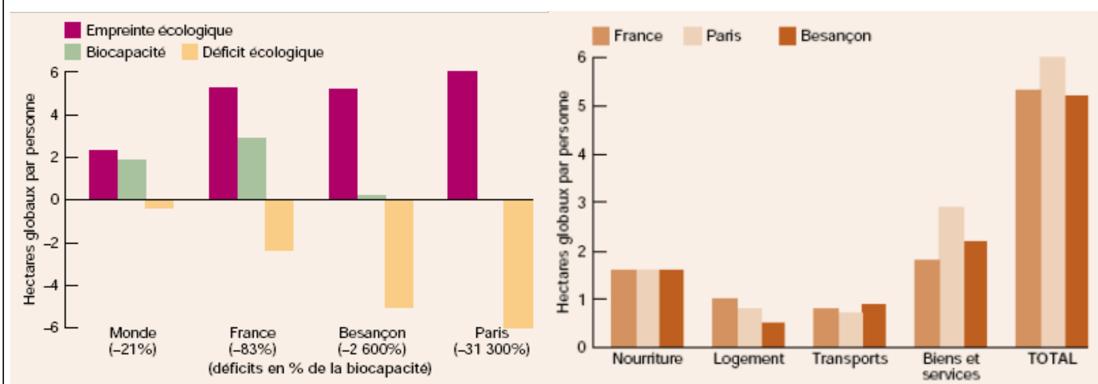


Figure 1 – Exemples d'empreintes écologiques évaluées en 1999. À gauche : l'empreinte écologique de Besançon est 26 fois supérieure à sa biocapacité et celle de Paris 313 fois. À droite : empreintes écologiques évaluées par secteur de consommation pour la France, Besançon et Paris (d'après WWF 2002).

Encadré 2 – Écologie du paysage

En écologie, les paysages sont des ensembles d'écosystèmes plus ou moins interdépendants : bois, prés, champs, lacs et cours d'eau, villages, villes. D'avion, l'impression est celle de taches qui diffèrent les unes des autres par leurs couleurs, leurs étendues, leurs formes, et composent des mosaïques plus ou moins complexes et imbriquées. Ces mosaïques ont bien sûr une histoire – celle de l'utilisation des terres par l'homme. Le principe de base de l'écologie du paysage est que la disposition spatiale de ces mosaïques influence les processus écologiques qui, en retour, affectent cette disposition. Autrement dit, la disposition des mosaïques paysagères – en particulier leur hétérogénéité – influence (et est influencée par) les processus qui déterminent le recyclage des éléments nutritifs, la dynamique des populations, l'organisation des communautés végétales et animales.

L'hétérogénéité des habitats est associée à une biodiversité élevée. Les groupes de papillons, d'oiseaux, de petits rongeurs sont par exemple d'autant plus diversifiés que les espaces cultivés sont hétérogènes et présentent à proximité les uns des autres des habitats favorables et défavorables : les « populations sources » des premiers peuvent venir à la rescousse des « populations puits » des seconds. D'où l'utilité, dans les paysages agricoles, d'habitats non cultivés : bordures de champs, haies, bosquets, friches. Ces éléments participent à une hétérogénéité dont rend compte l'image de bosquets reliés par des haies dans une matrice de champs cultivés (Fig. 2). L'écologie du paysage s'est construite sur cette image, parfois qualifiée de modèle « taches – corridors – matrice ». Ce modèle permet de comparer des paysages dissemblables, tout en offrant une base à la gestion de l'organisation spatiale des systèmes écologiques.

Divers principes de gestion ont été développés sur cette base, par exemple :

- une tache de grande taille comprend normalement plus d'habitats, et donc plus d'espèces, qu'une tache de petite taille ;

- la diminution du nombre des taches fragilise les populations fragmentées en réduisant les possibilités de compenser les extinctions locales par des colonisations à partir de taches habitées ;

- La probabilité d'extinction locale d'une espèce est plus grande dans une tache isolée.

- une tache aux limites contournées comprendra un nombre légèrement plus élevé d'espèces de lisière, mais un nombre nettement plus faible d'espèces d'intérieur, souvent intéressantes pour la conservation ;

- la sélection de taches dans un but de conservation doit s'appuyer sur leur aptitude à assurer, de par leur localisation, une liaison avec d'autres taches du système et, de par leurs caractéristiques, un abri à des espèces rares, menacées ou endémiques.

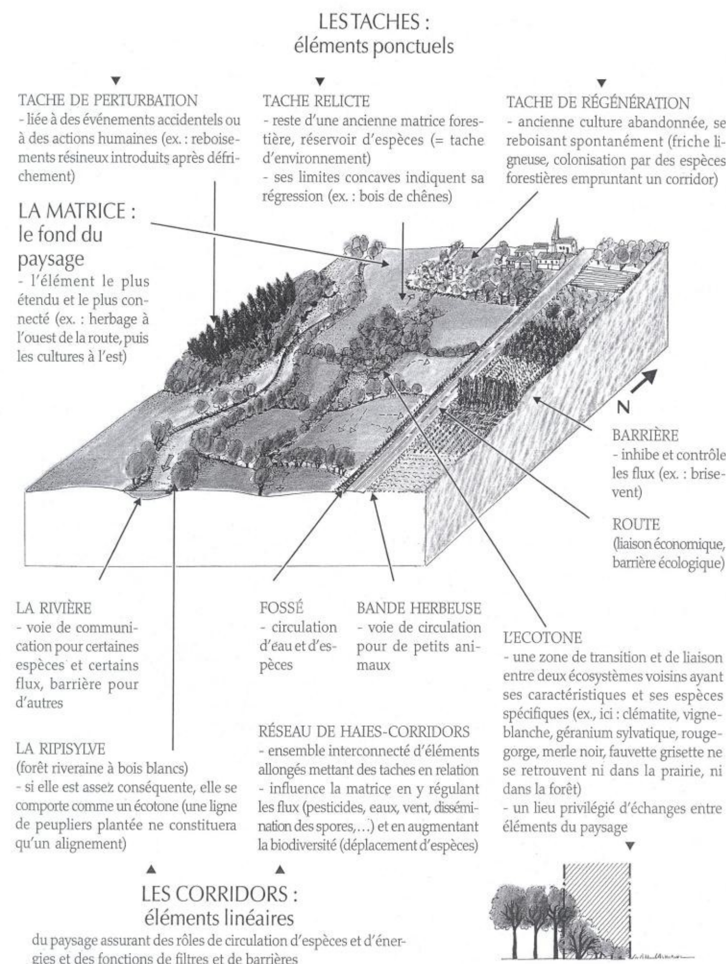


Figure 2 – Le modèle « taches – corridors - matrice » de l'écologie du paysage (d'après Fischesser et Dupuis-Tate (1996).

La connectivité entre les taches d'habitats est un facteur important de maintien des populations sauvages. Un seuil existe – le seuil de percolation – au-delà duquel la connectivité disparaît soudainement. Ce seuil dépend de l'espèce considérée, du nombre d'habitats disponibles, de la manière dont ces habitats sont regroupés dans l'espace. La création de corridors peut empêcher que des populations soient ainsi déconnectées, comme entre l'Italie et la Suisse où les migrations annuelles des cerfs rouges ont été restaurées entre deux aires protégées totalisant 1 000 km^2, par un corridor d'environ 150 km^2 à travers un fort gradient altitudinal.

2. Le fonctionnement des écosystèmes : production et décomposition

Les écosystèmes produisent de la matière organique. C'est un processus essentiel de leur fonctionnement. Mais un autre processus lui fait face, complémentaire : la décomposition de cette matière organique.

2.1. Production

Un agroécosystème, par exemple un champ de blé, change naturellement au cours de sa saison de croissance. Son sol, d'abord nu, se couvre rapidement de blé dont la biomasse (*Encadré 3*) atteint un maximum puis, si elle n'est pas récoltée, décline, s'assèche et meurt. Les populations d'herbivores suivent une trajectoire comparable : les animaux s'alimentent pendant la saison de croissance puis meurent, s'éloignent, ou passent à un état de vie ralentie, quand la végétation disparaît. Vient alors une période de sommeil, quelques plantes mortes rappelant simplement la présence de la végétation passée.

Récolter ce blé au maximum de sa croissance donne une mesure de ce qu'il a produit par photosynthèse, et qui n'a pas été consommé par des herbivores (*Encadré 3*). Plus précisément, il s'agit d'une production primaire nette : « nette » parce qu'elle représente ce qui reste de la production primaire brute après les pertes dues à la respiration, « primaire » parce qu'elle représente le premier stade de la chaine alimentaire dont font partie les autres organismes de l'écosystème.

Encadré 3 – Biomasse, production, productivité

La *biomasse* est la masse de matière vivante d'un organisme ou d'un ensemble d'organismes. Elle peut être mesurée en poids sec ou humide, en carbone, en calories, et être exprimée par unité d'aire ou de volume : l'aire dans le cas des écosystèmes terrestres, le volume dans celui des écosystèmes aquatiques ou des sols.

La *production* est la quantité de biomasse produite pendant une période donnée. Elle est qualifiée de primaire s'il s'agit de la biomasse produite par des végétaux, de secondaire s'il s'agit de biomasse produite par des animaux. Cette production peut être nette ou brute (production nette = production brute - respiration).

- Pour les végétaux, la production brute correspond à l'ensemble de la biomasse produite, la production nette à la biomasse disponible après respiration, une partie pouvant être utilisée par les herbivores et par les décomposeurs (Fig. 3). Dans leur grande majorité, les végétaux construisent leur matière vivante par photosynthèse, en utilisant le rayonnement solaire comme source d'énergie.

- Pour les animaux, la production brute correspond à la biomasse assimilée (ingérée moins excrétée), la production nette à la biomasse disponible pour croître et se reproduire, une partie pouvant être utilisée par des prédateurs et des décomposeurs (Fig. 3).

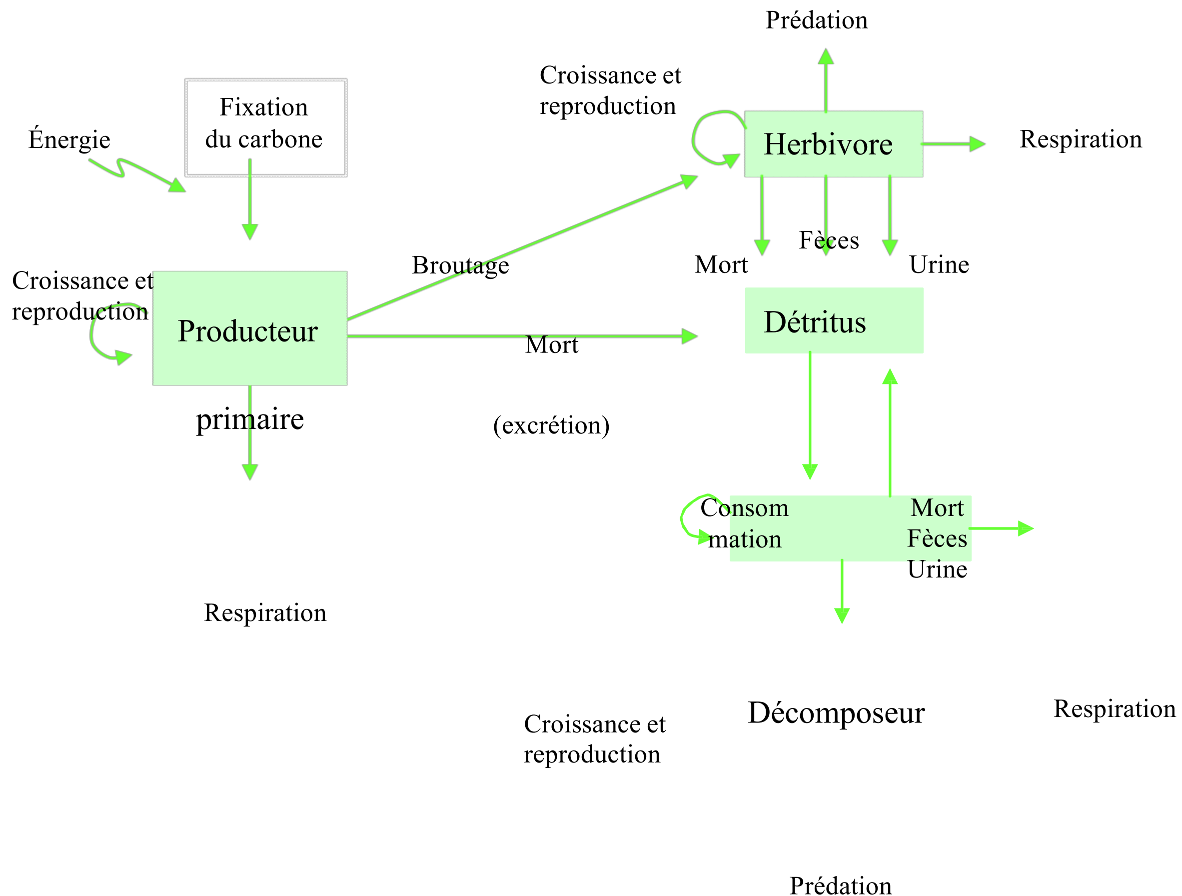


Figure 3 – Flux de carbone dans un écosystème simplifié, comprenant des producteurs primaires, des herbivores, des détritus et des décomposeurs : encadrés en unités de carbone par unité d'aire ou de volume d'écosystème ; flèches en taux de flux de carbone par unité d'aire ou de volume d'écosystème (d'après Carpenter 1998).

La *productivité* est la quantité de biomasse produite par unité de surface (ou de volume) et unité de temps : c'est la production par unité de temps. On distinguera, comme pour la production, des productivités brutes et nettes et des productivités primaires et secondaires. La productivité est souvent intégrée sur une année pour faciliter les comparaisons entre écosystèmes : elle correspond alors à une production annuelle.

L'éclairement détermine au premier chef la production primaire, différemment selon les espèces et selon les environnements (Fig. 4). La nuit, en absence d'éclairement, le processus de photosynthèse s'arrête tandis que, le métabolisme se poursuivant, la respiration rejette du gaz carbonique dans l'atmosphère. Les plantes utilisent alors l'énergie stockée dans les composés organiques qui ont été produits pendant le jour. Quand, au lever du jour, l'intensité lumineuse augmente, la photosynthèse redevient possible et l'énergie assimilée dépasse celle perdue par respiration. Les trois espèces de la figure 4 réagissent alors différemment à l'augmentation d'éclairement. L'espèce de sous-bois en forêt tropicale humide maintient un taux de production constamment faible : adaptée à des conditions de faible intensité lumineuse, elle ne répond pas à l'augmentation de l'éclairement. L'espèce de région tempérée présente une courbe de forme comparable mais avec un taux de production plus élevé : elle peut utiliser une plus large gamme d'énergie lumineuse. Quant à l'espèce de région désertique, adaptée aux fortes intensités lumineuses, son taux de production augmente avec l'éclairement sur l'ensemble de la gamme de variation indiquée sur la figure : sa capacité de production dépend alors de l'eau disponible – son nouveau facteur limitant.

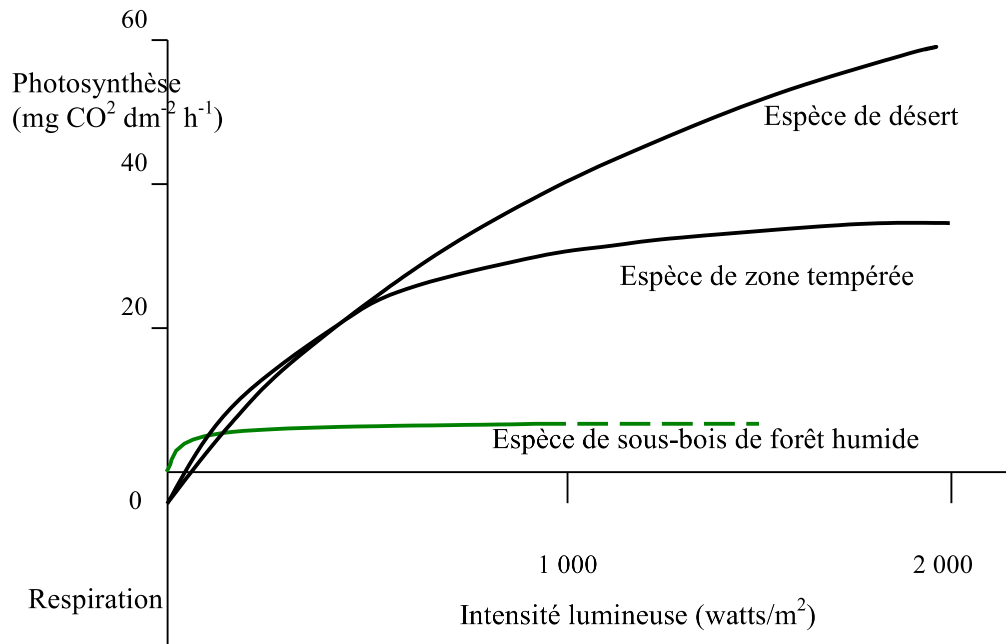


Figure 4 – Relations entre photosynthèse et respiration de trois espèces représentatives de trois types d'écosystèmes (d'après Golley 1998).

Au côté de l'éclairement, les conditions d'humidité et de température expliquent les différences observées entre les écosystèmes. Les climats chauds et humides en forêts tropicales, en zones humides et sur le littoral des mers tropicales favorisent des productivités primaires élevées, tandis que les climats secs des déserts ou froids de la toundra ne permettent que des productivités primaires faibles. À ces conditions s'ajoute la disponibilité en nutriments qui, souvent, comme le phosphore et l'azote, limite la productivité primaire, en milieu terrestre comme en milieu océanique. La teneur de l'air en gaz carbonique (CO_2) attire particulièrement l'attention depuis quelques années. Elle a considérablement augmenté au cours du dernier siècle, provoquant une élévation des températures à la surface de la terre, par effet de serre. Comment cette augmentation affectera-t-elle la productivité primaire à la surface de la terre ? Quelles implications peut-on prévoir sur le fonctionnement des écosystèmes et sur les organismes vivants, dont l'homme, qui dépendent de ces écosystèmes ? Ces questions sont au cœur des travaux du GIEC (voir la fiche traitant « Le changement climatique dû aux activités humaines »).

Il faut enfin ajouter qu'en un même écosystème, la productivité varie dans le temps, particulièrement sous l'influence de perturbations. Ainsi, après incendie, la productivité d'un écosystème forestier augmente d'abord rapidement dans une phase de jeunesse, puis plus lentement dans une phase de maturité. Les grands arbres adultes ne s'accroissent plus et la plus grande partie de leur production est utilisée pour leur maintenance. De tels cycles de transformation de la productivité primaire se renouvellent quand surviennent d'autres perturbations – incendies en forêt ou crues en rivière.

2.2. Décomposition

La production primaire nette nourrit la production des autres organismes vivants de l'écosystème. Les réseaux alimentaires (ou trophiques) ainsi formés transfèrent l'énergie selon deux voies distinctes. Une première voie passe par des consommateurs de plantes vivantes ou herbivores. Environ 20% de la production primaire suit cette voie en milieu terrestre,

30% en milieu aquatique à partir de végétaux fixés sur le fond, et 50% en milieu aquatique à partir d'algues planctoniques flottantes. La consommation par les herbivores est fortement corrélée à la productivité primaire, en milieu terrestre comme en milieu aquatique.

Une deuxième voie passe par des consommateurs de plantes mortes et en décomposition. Ce sont des décomposeurs, parmi lesquels des insectes, des bactéries et des champignons. Environ 80 % de la production primaire terrestre suit cette voie. Le processus de décomposition de la matière organique implique un désassemblage physique parfois long, par exemple dans le cas des troncs d'arbres morts, suivi d'un désassemblage chimique, après lequel les molécules peuvent être absorbées.

En général, un équilibre s'établit entre les processus de production et de décomposition. L'excès de décomposition par rapport à la production entraîne une disparition du système. Inversement, l'excès de production amène à une accumulation de matière organique partiellement décomposée. Ainsi, dans les tourbières en climat froid, les plantes mortes ne se décomposent pas assez vite pour équilibrer la production, par manque d'oxygénation de l'eau en été et par température trop basse en hiver. Dans ces conditions, la matière organique morte s'accumule et, peu à peu comprimée, se transforme en tourbe. Un nouvel équilibre s'instaure entre les taux de production et de décomposition, plus conforme aux conditions d'humidité et de nutriments en place.

En fait, l'équilibre entre la production et la décomposition des communautés vivantes – le rapport P/R de la production à la respiration – est un indicateur de l'état de l'écosystème. Cet équilibre est bien sûr dynamique, c'est-à-dire qu'il peut y avoir accumulation pendant une certaine saison ou une certaine année, suivie d'une diminution du stock l'année suivante. Les systèmes dont le rapport P/R devient supérieur ou inférieur à 1 tendent à revenir à l'équilibre, à moins d'être constamment perturbés.

Encadré 4 – Comparaison entre écosystèmes

Les plus fortes productions primaires annuelles sont celles des zones humides, des forêts tropicales humides, des récifs coralliens et des estuaires marins (1 800 à 2 500 g de biomasse sèche m^{-2} an^{-1}). Les plus faibles sont celles de l'océan (260 g de biomasse sèche m^{-2} an^{-1}), des déserts parsemés d'arbustes (70 g de biomasse sèche m^{-2} an^{-1}), des sols arides, sableux, rocheux et gelés (3 g de biomasse sèche m^{-2} an^{-1}). Cependant, un écosystème contribue à la production totale de la biosphère autant par son étendue dans l'espace que par sa capacité productive : à cet égard, la forêt tropicale humide (grande productivité, faible surface) est comparable aux océans (faible productivité, grande surface).

Le rapport de la masse végétale en décomposition (les détritus) à la masse végétale vivante donne une idée de la dynamique des écosystèmes. En forêt tropicale humide où la décomposition est rapide, le rapport détritus / végétaux vivants est voisin de 0,5 : la biomasse vivante dépasse de loin la biomasse morte. En prairie tempérée, où la décomposition est ralentie par de faibles températures et humidités, le rapport détritus / végétaux vivants est voisin de 30 : la plus grande part de la matière organique est sous forme de végétaux morts, en décomposition et dans le sol. Les détritus représentent un réservoir de carbone organique et de nutriments important en de nombreux écosystèmes.

De même, le rapport de la biomasse des herbivores à celle des végétaux distingue les dynamiques des écosystèmes terrestres et aquatiques. Dans les premiers, les herbivores consomment moins de 20% de la production primaire et leurs biomasses sont nettement inférieures à celles des végétaux dont ils se nourrissent. Dans les écosystèmes aquatiques, les herbivores consomment plus de 50% de la production primaire, soit trois fois plus que les herbivores terrestres. Il s'ensuit que leurs biomasses dépassent largement celles des végétaux aquatiques. Ce rapport de biomasses surprenant n'est rendu possible que par les exceptionnels taux de croissance des plantes aquatiques qui renouvellent leurs biomasses plusieurs fois par an ou même plusieurs fois par semaine.

2.3. Perspective

Arrivé à maturité, un écosystème dépense en maintenance la plus grande part de l'énergie qu'il puise dans le processus de photosynthèse. Ce coût devient de plus en plus fort au fur et à mesure qu'il vieillit. À la limite, les écosystèmes âgés ne peuvent se renouveler sans l'influence d'un événement catastrophique – incendie, tempête ou inondation. D'où une dynamique d'oscillations entre des stades de maturité et d'immaturité dans l'espace et dans le temps.

L'existence de cette dynamique a été reconnue très tôt dans l'histoire de l'humanité, et les premières sociétés semblent s'être établies non loin de lieux fréquemment perturbés où les écosystèmes revenaient fréquemment à des phases de jeunesse à croissance rapide : deltas périodiquement inondés, savanes régulièrement brûlées. L'agriculture a amélioré les processus de production en contrôlant ces perturbations par brûlage, labour, irrigation, premiers pas vers une appropriation des terres. L'agriculture moderne a considérablement accru les possibilités de production avec le contrôle de l'eau, l'apport d'engrais, l'usage de pesticides.

D'extraordinaires accroissements des taux de production ont laissé penser un moment qu'il était possible de s'extraire des processus naturels, d'augmenter indéfiniment l'importance des récoltes, d'oublier la nécessité de connexions entre écosystèmes agricoles juvéniles et écosystèmes naturels parvenus à maturité. Bref, les processus de croissance ont été valorisés au détriment des processus de maintenance. Or, la vision du fonctionnement des écosystèmes développée ici montre qu'à vouloir augmenter indéfiniment la production, on transforme la structure et le fonctionnement des écosystèmes, conduisant finalement au déclin de cette production. La viabilité de notre environnement demande que soient respectés les équilibres entre production et décomposition, entre croissance et maintenance des écosystèmes.

3. Le fonctionnement les écosystèmes : les cycles à l'échelle des bassins versants

Les processus de production et de décomposition évoqués ci-dessus dépendent largement des cycles de l'eau et des nutriments. Une des échelles privilégiées pour suivre ces cycles est celle des bassins versants, c'est-à-dire des surfaces parcourues par l'eau des précipitations ruisselant des points hauts vers les points bas. Les dimensions de ces bassins versants peuvent varier énormément – depuis les petits bassins de montagne jusqu'à ceux des grands fleuves. Quelles que soient leurs dimensions, ces bassins sont délimités par leurs lignes de crête, qui les séparent d'autres bassins versants.

Tout bassin versant est ainsi le siège de déplacements de matières minérales et organiques entraînées vers l'aval, sous le contrôle du couvert végétal du bassin lui-même.

3.1. Le cycle de l'eau

D'un point de vue écologique, les cours d'eau d'un bassin versant forment des systèmes continus depuis les sources jusqu'aux embouchures dans l'océan (voir fiche sur « L'eau »). Vers l'amont, les cours d'eau s'écoulent rapidement sur des substrats rocheux, sous couvert d'arbres et d'arbustes qui, depuis les rives, enrichissent les substrats d'une litière foliaire abondante. Cette litière héberge de nombreux animaux aquatiques – insectes et crustacés – qui s'alimentent de feuilles mortes tombées dans l'eau qu'ils contribuent à transformer en particules organiques plus fines. Vers l'aval, les cours d'eau s'écoulent plus lentement, les températures estivales s'élèvent, les apports des rives s'amenuisent, et les particules transportées s'affinent. Les organismes dominants filtrent ces éléments fins ou broutent le film biologique recouvrant les substrats. Plus en aval encore, les rivières s'élargissent, s'écoulent encore plus lentement et les eaux peuvent devenir plus turbides. Les organismes présents s'alimentent de matières organiques issues des sédiments, de plancton ou de végétaux fixés – une matière organique

produite dans le lit des rivières et dans des bras morts et délaissés adjacents plus ou moins constamment reliées au cours principal. Dans les plus grands fleuves, les plaines inondables riches en bras morts et délaissés sont des constituants essentiels des écosystèmes d'eau courante.

Chaque secteur de rivière, avec ses animaux et ses végétaux, assimile et recycle les nutriments en dérive vers l'aval. Cette alternance continue de formes minérales et organiques d'éléments en dérive vers l'aval constitue un « flux spiralé des nutriments », caractéristique des eaux courantes au sein de leurs bassins versants. La dynamique de ce flux est dominée par le régime des eaux de la région, avec des crues susceptibles d'inonder les plaines alluviales et de transporter de grandes quantités de sédiments, de nutriments et d'organismes vers l'aval. La vie dans ces systèmes est largement influencée par ces événements hydriques récurrents au sein du bassin versant.

Les études de bassins versants ont fortement contribué à faire de l'écologie de terrain une science expérimentale, précisément depuis des travaux réalisés dans l'Est des États-Unis, au cours des années 1960. Organisées en diverses régions du monde, ces études ont montré l'importance des échanges entre les écosystèmes terrestres et aquatiques. Ainsi, en certaines régions, remplacer en partie les arbres d'un bassin versant par de la prairie réduit les taux d'évaporation et augmente les débits – un résultat qui a pu être utilisé pour accroître la quantité d'eau potable disponible.

3.2. Les cycles biogéochimiques

Les eaux qui s'écoulent à travers un bassin versant transportent tout un ensemble d'éléments chimiques par érosion des roches. Des sols se forment, sous l'action combinée d'organismes vivants, de l'environnement et du substrat. Leurs propriétés varient selon un profil vertical, plus organiques en surface, plus minérales en profondeur. Ces profils peuvent atteindre plusieurs dizaines de mètres en forêt tropicale humide.

Les taux d'érosion dépendent de nombreux facteurs, dont la composition chimique de l'eau ruisselant sur le bassin versant et la nature des roches : le sodium est facilement lessivé, le calcium, le magnésium et le potassium plus lentement, tandis que le fer, l'aluminium et la silice résistent plus nettement.

La végétation influence aussi les taux d'érosion. D'une part, elle contrôle le ruissellement des eaux de surface ; d'autre part elle produit des acides organiques, augmentant les taux de lessivage des sols. Mais ces processus dépendent fortement des plantes, animaux et micro-organismes présents. La défoliation des arbres par des insectes peut par exemple se répercuter sur les ruisseaux forestiers par mobilisation de l'azote sur le sol et entrainement dans les ruisseaux vers l'aval. Dans les régions agricoles, les fertilisations excessives entrainent du phosphore dans les cours d'eau, les lacs et les estuaires, provoquant des phénomènes d'eutrophisation : des croissances et des décompositions anarchiques de végétaux aquatiques épuisent l'oxygène de l'eau, asphyxient les animaux, rendent les eaux impropres à la consommation et obligent à de longs et coûteux efforts de restauration.

Encadré 5 – Temps de résidence et taux de renouvellement

Le temps de résidence est le temps moyen passé par une unité de matière – atome, molécule, particule – dans un écosystème ou un compartiment de cet écosystème. Sa réciproque est le taux de renouvellement, c'est-à-dire la proportion de matière de l'écosystème reconstituée dans une unité de temps.

Soit l'oxygène de l'atmosphère. Il est produit par photosynthèse et perdu par la respiration et des réactions de combustion. D'après la figure 5, le temps de résidence de l'oxygène dans l'atmosphère est égal à 38 000 000 / 8 440, c'est-à-dire environ 4 500 ans, et son taux de renouvellement, réciproque du temps de résidence est d'environ 0,00022 ou 0,022% par an.

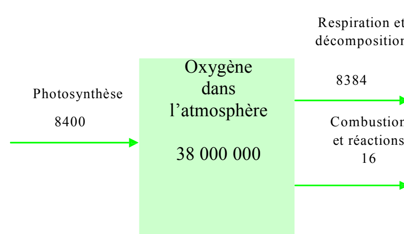


Figure 5 – Cycle de l'oxygène de l'atmosphère. La masse d'oxygène est donnée en trillions de moles d'O_2 et les taux en trillions de moles d'O_2 par an (d'après Carpenter 1998).

Une situation inverse prévaut pour les teneurs en phosphates dans un lac : ces teneurs sont faibles et les taux d'absorption par les algues du plancton sont élevés. Par suite, le temps de résidence des atomes de phosphore dans l'eau du lac est de quelques secondes, et leur taux de renouvellement est d'environ 25 % par seconde.

Sur certaines périodes de temps, la masse de matière d'un écosystème peut être considérée comme constante : les quantités apportées sont égales aux quantités exportées. C'est le cas, par exemple, sur une vie humaine pour la quantité d'oxygène de l'atmosphère ou sur une journée pour la concentration en phosphore de l'eau d'un lac. Dans ces conditions d'équilibre, le taux de renouvellement correspond au temps de retour du système après une perturbation modérée. Ainsi, si la quantité d'oxygène de l'atmosphère est soudainement réduite de 10 %, il faut environ 450 ans pour revenir au niveau actuel. Par contre, si la quantité de phosphate dans l'eau du lac est réduite de 10 %, il faut moins d'une seconde pour revenir à l'état d'équilibre. Ce temps de retour peut être utilisé comme un indice de l'aptitude d'un écosystème à se rétablir après une perturbation.

3.3. Perspective

L'étude des bassins versants illustre le rôle majeur joué par l'eau dans le fonctionnement des écosystèmes. Elle révèle en effet l'importance de l'eau dans les processus de production et de décomposition. Ses temps de résidence et ses taux de renouvellement caractérisent la dynamique des systèmes écologiques (*Encadré 5*). Étant nous-mêmes, en tant qu'humains, directement et indirectement liés à ces processus, il est de notre intérêt de voir tout écosystème comme un utilisateur légitime de l'eau. Et de veiller à son bon état, en quantité comme en qualité. Ce qui commence par une gestion responsable des bassins versants.

4. Le fonctionnement des écosystèmes : évolution et biodiversité

Une manière de décrire un écosystème est de donner la liste de ses espèces. On caractérise ainsi une richesse spécifique, par exemple 10, 50 ou 200 espèces… Mais deux communautés riches chacune de 10 espèces diffèrent fondamentalement si la première comprend 10 espèces également abondantes, et la seconde une espèce très abondante tandis que les 9 autres sont rares. La diversité spécifique – ou biodiversité – traduit à la fois la variété des espèces et leurs abondances (voir la fiche « La biodiversité »).

Au fil des temps, la biodiversité s'est construite à la fois de l'extérieur et de l'intérieur des écosystèmes. De l'extérieur, certaines espèces ont pu parvenir au site, s'y établir, s'y reproduire et s'y maintenir. De l'intérieur, des espèces déjà établies ont pu évoluer, se modifier et donner naissance à de nouvelles espèces. La biodiversité d'un écosystème apparaît ainsi comme une propriété dynamique, variant en permanence dans l'espace et dans le temps.

4.1. Variations dans l'espace

Les plus fortes biodiversités sont observées dans les forêts tropicales humides qui, avec 7 % de la surface terrestre comprennent plus de la moitié des espèces de la planète. Toute une variété de formes végétales s'y développe, aux différents niveaux de la canopée, avec notamment des lianes et des épiphytes. Plus ces espèces végétales sont abondantes, plus les espèces animales et les micro-organismes abondent, et plus les réseaux trophiques deviennent complexes. En outre, ces régions n'ont pas subi les glaciations du Pléistocène et les espèces n'ont pas été éliminées par l'avancée des glaciers comme en région tempérée.

D'une façon générale, la biodiversité est maximale quand on se rapproche de l'équateur, minimale quand on se rapproche de l'arctique. Un exemple classique de cette variation est celui de la richesse en espèces d'arbres en Amérique du Nord non tropicale. De 160 espèces dans les écosystèmes forestiers subtropicaux de Géorgie, Virginie et Floride, on passe à moins de 20 espèces dans les taïgas du nord du Canada et de l'Alaska. Cette diminution de la richesse en espèces d'arbres est en étroite corrélation avec l'évapotranspiration, c'est-à-dire la quantité d'eau évaporée depuis le sol et transpirée par les plantes en une année. Or, cette évapotranspiration est corrélée à la production végétale qui, elle-même, est une mesure de l'énergie utilisée. D'où l'hypothèse d'une limitation de la richesse spécifique par l'énergie disponible.

La biodiversité est donc maximale aux basses latitudes. Puis, en remontant vers le Nord, la biodiversité s'affaiblit dans les déserts des latitudes subtropicales. En remontant encore, la biodiversité augmente à nouveau dans les régions de type méditerranéen pour diminuer enfin jusqu'aux toundras, à la limite des milieux arctiques. Les océans montrent une distribution semblable de la biodiversité, avec cependant des maxima dans les récifs coralliens et des biodiversités importantes dans les fonds marins du plateau continental de l'antarctique.

Sur ce schéma général, il convient de signaler deux particularités importantes du point de vue de la conservation de la nature. La première est l'existence de « hauts lieux » ou centres de biodiversité maximale pour une région donnée (les *hot spots* des auteurs de langue anglaise). Sont ainsi qualifiées les zones qui comprennent plus de 1 000 espèces végétales pour 2 500 km^2. On a dénombré 25 hauts lieux principaux sur l'ensemble de la planète – 18 correspondent à des écosystèmes tropicaux et 6 à des écosystèmes méditerranéens. La deuxième particularité est celle de l'existence d'espèces endémiques, c'est-à-dire inféodées à certaines aires de surface restreinte, particulièrement en altitude et dans des îles. À cet égard, les 11 000 espèces de plantes supérieures de Madagascar comprennent 80% d'endémiques, faisant de cette grande île un des hauts lieux de la biodiversité mondiale.

4.2. Variations dans le temps

Les espèces impliquées dans les processus écologiques résultent d'une longue histoire – celle de l'évolution qui a marqué la vie sur Terre. Certaines étapes de cette histoire ont été décisives, à commencer par l'avènement de la photosynthèse et d'une atmosphère riche en oxygène, il y plus de 2 milliards d'années. La diversité spécifique a ensuite évolué, avec des hauts et des bas au cours des temps géologiques, et des périodes d'extinctions comme celle qui, il y a environ 65 millions d'années, a vu disparaître les grands reptiles à la fin du Crétacé. On distingue ainsi six périodes au cours des derniers 460 millions d'années, chacune d'une durée de 35 à 142 millions d'années, se terminant par des extinctions massives et se poursuivant par des rétablissements de 3 à 8 millions d'années. Certains organismes se sont maintenus en dépit de ces changements, d'autres ont disparu ou ne subsistent qu'à l'état de vestiges, après avoir proliféré et dominé tous les autres.

La biodiversité a pour effet majeur d'amortir les stress subis par les écosystèmes. Par exemple, suite à l'acidification de certains lacs, certaines espèces du zooplancton peuvent disparaître tandis que d'autres jusqu'alors modestement représentées deviennent abondantes. En conséquence, les processus écologiques réalisés par le zooplancton – broutage du phytoplancton, production secondaire, recyclage des nutriments – se maintiennent en dépit de compositions spécifiques bouleversées. Cette « complémentarité fonctionnelle » ne signifie pas qu'il est possible de se passer de certaines espèces sous le prétexte qu'elles seraient redondantes : les espèces complémentaires ont des rôles semblables mais non identiques dans les processus écologiques. Leur coexistence permet de maintenir tout en les renouvelant la structure et le fonctionnement des écosystèmes face à des perturbations, même inattendues.

D'où l'inquiétude soulevée par l'actuelle accélération de la diminution de la biodiversité. Comment cette diminution affecte-t-elle la résilience des écosystèmes (*Encadré 6*) ? Combien d'espèces peuvent disparaître sans que tel ou tel processus écologique en pâtisse ? Quelles espèces sont les plus critiques et quels processus les plus sensibles ? Ces questions sont au cœur des rapports entre la perte de biodiversité et la durabilité des écosystèmes. Elles sont essentielles dans une perspective de développement durable de nos sociétés pour les années à venir.

Encadré 6 – Résilience des écosystèmes

La résilience rend compte de la capacité d'un écosystème à s'adapter au changement, à se rétablir et à se réorganiser après perturbation. Elle rend compte de l'ampleur des perturbations qui peuvent affecter un écosystème sans que ce dernier passe à un nouvel état, différent de structure et de fonctionnement. Par exemple, un lac aux eaux claires et limpides peut se remettre d'apports modérés en phosphore en deçà d'un certain seuil critique. Au-delà de ce seuil, le lac bascule dans un nouvel état, marqué par des eaux turbides – un état d'eutrophisation. D'importants efforts sont alors nécessaires pour revenir à l'état antérieur à eaux claires. La résilience peut préserver un état désirable (eaux claires) face à une addition de phosphore, mais elle peut inversement préserver un état indésirable (eaux turbides) face à une soustraction de phosphore. Elle freine en somme tout passage d'un état à un autre état, désirable ou non.

La résilience est au cœur des aspects scientifiques du développement durable. Ce dernier vise en effet à maintenir les biens et les services délivrés par les écosystèmes sur de longues périodes de temps. Il dépend à la fois des écosystèmes et de la société : la pêche de telle ou telle espèce marine n'est plus durable quand, au mépris de la dynamique des populations présentes, les quantités pêchées dépassent les capacités de renouvellement de ces populations. Plus généralement, une connaissance approfondie de la résilience des écosystèmes peut aider à répondre à de nombreuses questions de société : quelle quantité de gaz carbonique pouvons-nous ajouter à l'atmosphère sans provoquer des transformations

dramatiques du climat, des écosystèmes et du niveau des mers ? Quelle biodiversité pouvons-nous sacrifier sans perte inacceptable de services rendus par les écosystèmes ? Comment telle ou telle politique de gestion affectera-t-elle le fonctionnement de tel ou tel écosystème ?

4.3. Perspective

Chaque espèce est un produit unique de l'évolution, fonctionnellement complémentaire des autres espèces de l'écosystème, et donc potentiellement indispensable à sa résilience face aux perturbations actuelles et à venir. Chaque espèce témoigne en effet d'une sélection naturelle réussie, ayant conduit à des solutions adaptées aux défis de l'environnement. En ce sens, les espèces vivantes n'ont pas seulement une valeur en tant que ressources potentielles pour l'avenir. Elles ont aussi une valeur intrinsèque due à leur histoire évolutive et à leur place dans les écosystèmes, de par les liens qu'elles ont tissés avec les autres espèces et les interdépendances qu'elles contribuent à maintenir. Cette valeur intrinsèque mérite considération et protection, particulièrement dans un monde dont la fragilité est de plus en plus reconnue.

5. Écosystèmes et questions de société

L'écologie des écosystèmes s'applique à diverses questions de société en matière d'environnement. Elle apporte une base indispensable à l'élaboration des politiques d'aménagement et à la prévision de leurs effets ; elle fixe les conditions d'un développement durable. Les trois exemples ci-après concernent l'utilisation des services rendus par les écosystèmes, la restauration de ces écosystèmes et leur gestion dans un monde changeant.

5.1. Utiliser les services rendus par les écosystèmes

Les écosystèmes rendent des services nombreux et variés aux sociétés humaines (Fig. 6). Ainsi la société compte sur les écosystèmes aquatiques pour diluer ou réduire les substances polluantes qu'elle y rejette. Au-delà d'un certain seuil, ces rejets deviennent intolérables car ils dégradent ces écosystèmes et effacent les autres bénéfices attendus des eaux continentales : pêche, eau potable, irrigation, etc. De telles dégradations ont un coût dont il convient de tenir compte. D'où l'intérêt de développer une économie de l'environnement reliant systèmes écologiques et économiques. D'où également l'intérêt d'estimer quelles parts des services écologiques nous nous approprions.

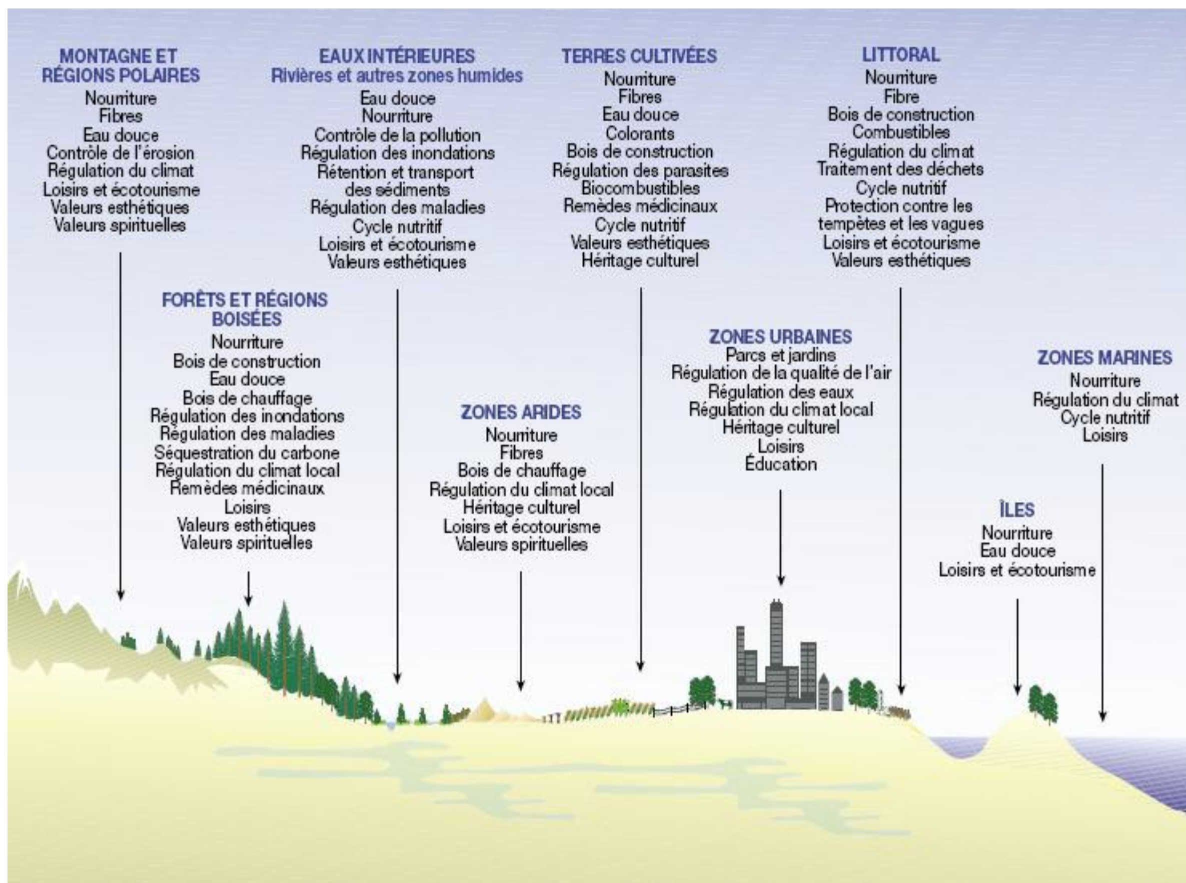


Figure 6 – Les écosystèmes et quelques-uns des services qu'ils procurent (source : L'évaluation des écosystèmes pour le millénaire. Vivre au-dessus de nos moyens).

Un premier exemple d'appropriation est celui de la biomasse végétale produite sur la planète Terre. Globalement, la production primaire brute de la planète a été estimée à 224 x 10^9 tonnes de biomasse sèche par an, dont 59% en milieu terrestre. Nous nous approprions cette production terrestre directement pour nous alimenter ou nous chauffer, indirectement pour alimenter notre bétail. Et nous supprimons une part de cette production en transformant des zones agricoles ou forestières en zones urbaines. Dans un article célèbre, paru en 1986, Peter Vitousek et ses collègues ont pu ainsi estimer à environ 35 à 40% la part de la production primaire terrestre appropriée par les humains.

Un deuxième exemple d'appropriation est celui des eaux douces renouvelables, évalué par Sandra Postel et ses collègues en 1996 : les eaux douces renouvelables sont celles des aquifères, lacs, cours d'eau, sols, organismes et atmosphère, c'est-à-dire 0,77% des eaux terrestres (voir la fiche « L'eau »). Environ 110 000 km^3 d'eau tombent chaque année sur les terres par les précipitations : 70 000 km^3 reviennent à l'atmosphère par évapotranspiration et 40 000 km^3 s'écoulent vers les océans (dont 12 500 km^3 disponibles pour des usages humains). Nous utilisons environ 26% de l'évaporation globale pour produire de la nourriture et des fibres, et nous utilisons environ 54% des écoulements disponibles pour l'agriculture, l'industrie et autres besoins tels que le traitement des déchets. Ce pourcentage pourrait passer de 54 à 70% en 2025, compte tenu de l'accroissement de la population mondiale, ce qui suppose d'augmenter les réservoirs et l'efficacité de l'usage de l'eau en agriculture.

La production primaire et l'eau douce apparaissent comme deux facteurs limitant l'expansion de la population humaine. Les prévisions démographiques actuelles laissent prévoir une appropriation de plus de la moitié de la production primaire terrestre et de la plus grande part de l'eau douce renouvelable disponible dans les années à venir. De tels niveaux d'appropriation réduiront forcément la production primaire et l'eau douce disponible pour les écosystèmes naturels et semi-naturels. La question posée à l'écologie est de savoir comment cela affectera le fonctionnement de ces écosystèmes, ainsi que les biens et les services qui accompagnent ce fonctionnement.

Quelle part d'un service écologique l'humanité peut-elle s'approprier ? La réponse dépend de considérations éthiques, culturelles et sociales. Mais l'appropriation des services écologiques trouve finalement ses limites dans son impact sur la résilience des écosystèmes – leur capacité à fournir des services dans l'avenir. Tel ou tel écosystème est-il résilient ? Si oui, comment maintenir cette résilience ? Si non, comment la restaurer ? Ces questions apparaissent de plus en plus essentielles en écologie des écosystèmes.

5.2. Restaurer les écosystèmes dégradés

Certains écosystèmes dégradés peuvent être restaurés, en y consacrant du temps et des moyens. Les premiers essais ne sont pas toujours couronnés de succès et, après évaluation, d'autres s'avèrent nécessaires. L'objectif est de revenir à des conditions proches de celles qui prévalaient avant la ou les perturbations responsables des dégradations observées, afin de rétablir et de maintenir tel attribut (la biodiversité) ou tel service (l'épuration des eaux). Une restauration est réussie quand elle a mis en place un écosystème capable d'évoluer de manière autonome, en interaction avec les écosystèmes environnants.

Les activités de restauration portent sur des propriétés physicochimiques autant que sur des organismes vivants. Des propriétés telles que les flux hydriques, les régimes d'incendies ou les apports de nutriments doivent être rétablies préalablement à la réintroduction d'une espèce ou à la remise en route d'un processus écologique. Par exemple, la restauration d'une zone humide suppose d'abord l'installation d'un régime hydrologique saisonnier approprié. Une communauté végétale caractéristique des zones humides peut alors s'installer, et avec elle, la faune qui lui est associée. Alors, les processus souhaités peuvent reprendre place – dénitrification, rétention des sédiments et du phosphore, amélioration de la qualité des eaux courantes en aval.

Les écosystèmes existent souvent sous la forme de deux ou plusieurs états alternatifs, chaque état ayant la capacité de durer s'il n'est pas trop sévèrement perturbé. Un même lac peut ainsi se trouver alternativement dans des conditions désirables d'eaux claires et limpides et dans des conditions indésirables d'eutrophisation. Le défi de la restauration des lacs est de passer de l'état indésirable vers l'état désirable. Dans le cas de l'eutrophisation, la première étape est de réduire les apports de phosphore au lac – apports d'origines urbaines, industrielles ou agricoles. Mais cette première étape se révèle souvent insuffisante car le phosphore déjà présent dans l'eau du lac et dans ses sédiments est recyclé et de nouveaux apports surviennent, à la faveur de fortes pluies par exemple. D'autres étapes s'avèrent donc nécessaires, variables selon les lacs : mise en place de ceintures végétales, de canaux de contournement, de plantes aquatiques, oxygénation des eaux profondes.

L'écologie de la restauration est une discipline en évolution rapide. Chaque cas demande des réponses spécifiques quant aux aspects physicochimiques à modifier, aux espèces à introduire ou à éliminer, aux conditions d'autosuffisance. Chaque expérience de restauration apporte ses enseignements et, ces derniers s'accumulant, les taux de réussite s'améliorent. La restauration

des écosystèmes est devenue une activité d'avenir dans un monde en changement rapide.

5.3. Gérer durablement les écosystèmes

Sans gestion raisonnée, la plupart des écosystèmes disparaîtraient sous l'effet d'une influence humaine grandissante ; aucune viabilité de leurs services ne pourrait être assurée aux générations à venir. Cette viabilité dépend de l'aptitude des écosystèmes à délivrer durablement leurs services, mais aussi des attentes des sociétés. Or, ces deux conditions changent dans le temps et, de plus, interagissent. Toute gestion visant à la viabilité des services rendus par les écosystèmes doit donc s'appuyer sur les sciences de la nature aussi bien que sur celles de l'homme et des sociétés. Cette interdisciplinarité est un défi très difficile à relever dans la pratique.

L'expérience suggère que les interactions entre les sciences et la gestion suivent des cycles (Fig. 7), parfois qualifiés de « gestion adaptative ». En phase initiale, les ressources sont abondantes et demandent peu de réglementation. Ces ressources se limitant, les règlements s'accumulent et se compliquent, deviennent plus rigides. Pendant cette période – quelques années à quelques décennies – les politiques publiques gagnent en efficacité mais, en même temps, perdent en souplesse, tandis que l'écosystème en question et la société changent. À la limite, les politiques publiques deviennent inadaptées à l'état de l'écosystème comme à ce qu'en attend la société qui l'utilise. L'écosystème passe alors à un état indésirable et/ou la société entre en conflit avec les règles établies. Une phase de réorganisation se fait jour : gestionnaires, scientifiques et parties prenantes analysent les problèmes apparus et, éventuellement, découvrent de nouvelles politiques publiques mieux adaptées. Cette phase de réorganisation est propice à l'innovation, à la prise en compte de nouvelles connaissances, à l'avènement de nouvelles phases d'exploitation. Ce schéma suggère l'existence de longues périodes d'apparente stabilité, ponctuées de courtes périodes d'innovation, d'expérimentation et d'apprentissage.

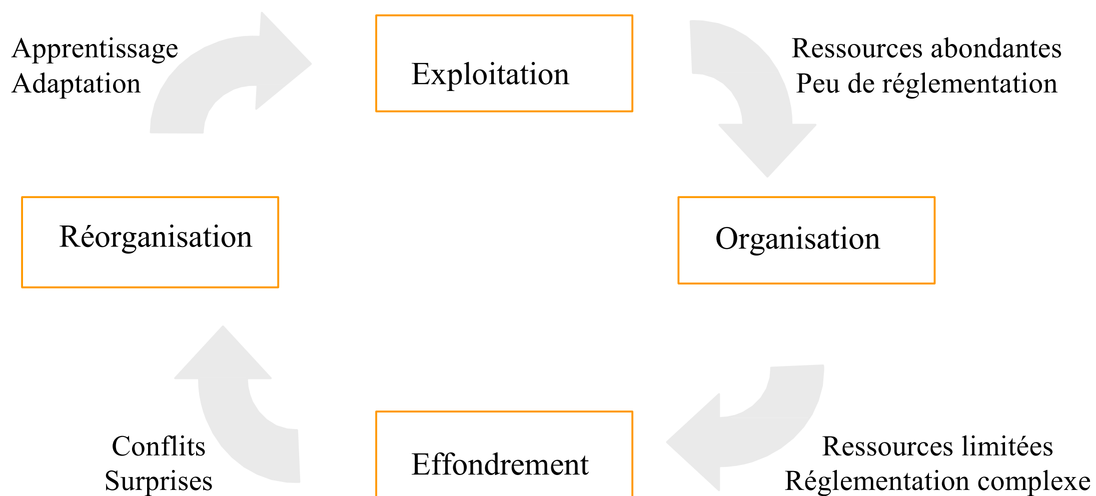


Figure 7 – Différentes étapes d'un cycle de gestion d'un écosystème (d'après Gunderson et al. 1995).

Ce processus de gestion adaptative fait appel à des équipes interdisciplinaires, composées de spécialistes travaillant de façon complémentaire, non de généralistes travaillant de manière identique. Les spécialités convoquées ne sont jamais les mêmes : elles changent de manière souvent inattendue au fur et à mesure qu'apparaissent de nouveaux problèmes. Une exigence demeure cependant, celle de la qualité des participants – les compétences disciplinaires sont un gage de réussite des collaborations interdisciplinaires.

Encadré 7 – Écosystèmes et changement climatique

Le changement climatique, affecte les systèmes écologiques en tous milieux – terrestres, marins et d'eau douce – essentiellement par modification des cycles saisonniers des espèces et de leurs aires de distribution. Ces modifications créent des disparités au sein des communautés, provoquant des dynamiques complexes, elles-mêmes perturbées par des événements extrêmes d'intensités croissantes. Depuis le début des années 1970, les dates de floraison et de fructification des végétaux ont ainsi été avancée de 2,5 jours par décennie en Europe et divers changements ont affecté les animaux : retours plus précoces des oiseaux migrateurs, des nidifications, des coassements des batraciens, des apparitions de papillons… Les aires de distribution des animaux et des végétaux se sont déplacées en latitude vers les pôles et en altitude, à l'image de certains papillons de la côte ouest des États-Unis dont l'aire s'est déplacée de 92 km vers le Nord et de 124 m en altitude pendant le XX^{e} siècle. Ces modifications transforment les équilibres au sein des communautés, particulièrement les rapports trophiques, et sont à l'origine d'avancements non synchrones des dynamiques saisonnières, de bouleversements des rapports de prédation, de compétition, de parasitisme, de mutualisme, avec des conséquences sur la biodiversité des écosystèmes. Ces conséquences s'ajoutent à celles des activités humaines : habitats naturels supprimés ou fragmentés, populations surexploitées.

Dans l'ensemble, les écosystèmes sont déjà engagés dans des modifications qu'il est possible d'attribuer au changement climatique. L'élévation des températures est la première cause de ces modifications, au côté de l'augmentation de la concentration en gaz carbonique de l'atmosphère et la diminution de l'irradiation solaire. Sous certains scénarios, ces réorganisations risquent de s'accentuer au cours des prochaines années. Ceci souligne l'urgente nécessité d'agir pour ralentir les tendances actuelles.

6. La « tragédie des biens communs » n'est pas une fatalité.

En 1968, le sociologue Garrett Hardin attirait l'attention sur ce qu'il appela « la tragédie des biens communs » : l'usager d'un bien ou d'une ressource commune tend à exploiter cette ressource à l'excès, par calcul individuel, dans la mesure où rien ne l'incite à une attitude de conservation. Un tel comportement caractérisant tous les usagers, la surexploitation devient inévitable et, à terme, la destruction de la ressource commune.

Cette analyse pessimiste s'applique aux biens et aux services délivrés par les écosystèmes. Elle fait penser à l'exploitation des ressources marines comme à l'utilisation des rivières pour éliminer les déchets des activités humaines. Elle fait penser aussi, à une tout autre échelle, aux problèmes planétaires d'environnement : la diminution de la biodiversité, l'épuisement de la couche d'ozone, l'effet de serre.

Cependant, la tragédie des biens communs peut ne pas être une fatalité. À condition de restreindre l'accès aux ressources et en même temps de créer des incitations amenant les usagers à investir dans les ressources au lieu de les exploiter. À condition aussi de faire partager une meilleure appréciation du fonctionnement des écosystèmes et des conséquences de leur surexploitation. La connaissance des expériences des uns et des autres peut renforcer les sentiments communautaires et conduire à adopter des comportements responsables. Les leçons locales peuvent aider à relever les défis globaux.

Quelques ouvrages :

Angelier E. (2002). *Introduction à l'écologie. Des écosystèmes naturels à l'écosystème humain*. Tec & Doc Lavoisier.

Carpenter S.R. (1998). Ecosystem Ecology. Integrated Physical, Chemical and Biological Processes. Chapter 4 in S.I. Dodson *et al*.: *Ecology.* Oxford University Press.

Couvet D. et Teyssèdre A., (2010). *Ecologie et biodiversité, des populations aux socioécosystèmes*. Belin.

Décamps H. et O. Décamps (2004). *Au printemps des paysages.* Buchet-Chastel.

Devictor, V. (2015) *Nature en crise. Penser la Biodiversité*. Le Seuil.

Fischesser B. et Dupuis-Tate M.F. (1996). *Le guide illustré de l'écologie*. Editions de la Martinière. Cemagref Editions.

Frontier S. et al. (2008). *Ecosystèmes. Structure, fonctionnement, évolution*. 4ème éd. Dunod

Golley F.B. (1998). *A Primer for Environmental Literacy.* Yale University Press.

Gunderson L.H., C.S. Holling et S.S. Light (1995). *Barriers and Bridges to the Renewal of Ecosystems and Institutions*. Columbia University Press.

Hendry A.P. (2016). *Eco-evolutionary Dynamics,* Princeton University Press.

Lévêque C. (2001). *Écologie. De l'écosystème à la biosphère.* Dunod.

Levin S.A. (1999). *Fragile dominion. Complexity and the Commons*. Perseus Publishing.

Ramade F. (2003). *Éléments d'écologie*, 3ème édition. Dunod.

Scheffer M. (2009). *Critical Transitions in Nature and Society,* Princeton University Press.

Sites web :

Regards et débats sur la biodiversité, notamment : Mouquet N. *et al*., 2010. Fonctionnement des écosystèmes, SFE, R3 ; Teyssèdre A., 2010. Les services écosystémiques, notion clé pour comprendre et préserver le fonctionnement des (socio)écosystèmes. SFE, R4 ; Kéfi S., 2012. Des écosystèmes sur le fil : Comment certains écosystèmes basculent d'un état à un autre, SFE, R37. www.sfecologie.org/regards

Encyclopédie de l'Environnement, notamment Joyard J., 2019. Qu'est-ce que la biodiversité ? https://www.encyclopedie-environnement.org/vivant/quest-ce-que-la-biodiversite/.

Écosystèmes forestiers. http://www.gip-ecofor.org